'n ANATOMIESE EN ONTOGENETIESE STUDIE VAN DIE WORTELS VAN SUID-AFRIKAANSE LILIACEAE:

I. DIE STRUKTUUR VAN DIE MERISTEMATIESE WORTELPUNT EN DIE OORSPRONG EN DIFFERENSIASIE VAN DIE PRIMÊRE WEEFSELS.*

K. J. Pienaar

(*Universiteits-Kollege Wes-Kaapland*)

Abstract

The structure of the apical meristem and the differentiation of the primary tissues in the roots of 11 species of South African Liliaceae were investigated.

On the basis of the developmental relation between the initiating region and the primary tissue regions, only one type of root apex was found, viz. with three tiers of initials. The central cylinder, the cortex and the rootcap have separate initials and the epidermis develops from the same initials as the cortex. This corresponds with one of the three types of root apices described by Schüepp (1926) for the Liliaceae, viz. III Eb.

Apices of all the roots investigated in the present study correspond with the so-called "closed type" of von Guttenberg (1960).

Large metaxylem primordia are among the most recent derivatives of the initials of the procambium. The protoxylem elements, however, mature before those of the metaxylem.

Some species have a many-layered velamen which develops by periclinal divisions of the protoderm.

Inleiding

Baie min navorsing is tot op datum gedoen oor die wortelanatomie van Suid-Afrikaanse soorte van die Liliaceae.

Volgens Krause (1930) sluit die Liliaceae twaalf sub-families in. Van hierdie twaalf word sewe in Suid-Afrika verteenwoordig deur inheemse soorte.

Die moderne neiging in die plantanatomie is om ondersoek in te stel na die moontlike taksonomiese waarde van anatomiese kenmerke. In hierdie verband kan verwys word na die huidige navorsing van dr. C. R. Metcalfe aan die Jodrell Laboratorium, Kew. (Vgl. ook Metcalfe & Chalk, 1950). Met die oog hierop is besluit om 'n keuse te maak van Suid-Afrikaanse soorte en om sodoende 'n

---

* Verkorte weergawe van 'n proefskrif goedgekeur vir die graad van Doktor in die Natuurwetenskappe aan die Universiteit van Stellenbosch, September 1965.

begin te maak met 'n vergelykende anatomiese ondersoek van die wortels van hierdie familie.

In die huidige studie is die bou van die wortelpunte en die differensiasie van die primêre weefsels by elf soorte ondersoek.

Uit die beskikbare literatuur kan verwys word na die werk van Schüepp (1926) oor die rangskikking van die inisiale in die apikale meristeem. Na aanleiding van alle beskikbare resultate tot op daardie stadium groepeer hy die wortelpunte van die Liliaceae in drie strukturele patrone wat hy aandui met: III Ca, III Ea en III Eb. (Sien ook bl. 54).

Mullendore (1935) maak 'n studie van die anatomie van die kiemplantjie van *Asparagus officinalis*. Hy verwys o.m. na Treub (1875) se bevindings dat die wortelpunte van die Liliaceae slegs twee duidelike groepe inisiale vertoon. (Treub se werk het ek nie gesien nie).

Mann (1952), soos aangehaal deur Esau (1953), beskryf die apikale meristeem van die wortel van *Allium sativum* en sê dat al die verskillende weefsels uit 'n algemene inisiale streek ontstaan.

Heydel en von Guttenberg (1957) maak 'n vergelykende studie van die ontwikkeling van en die apikale differensiasie in die primêre-, sy- en bywortels by 'n paar soorte van die Liliaceae. Weens die uiteenlopende aard van hulle ontstaan en ontwikkeling, word voorgestel dat hierdie wortels eintlik afsonderlik en nie as 'n eenheid nie, bestudeer moet word.

Von Guttenberg (1960) verwys na die organisasie van die apikale meristeem in die wortels van *Allium giganteum*, *Anthericum ramosum* en *Galtonia candicans*. Hy groepeer hierdie wortelpunte onder sy sg. oop tipe. (Sien ook bl. 54).

Materiaal en Metodes

Bywortels is gebruik in die ondersoek aangesien die kiemworteltjie by die Liliaceae-soorte vroeg afsterf en die wortelstelsel gevolglik adventief uit die stingel ontwikkel.

Wortels van geïdentifiseerde plante is goedgunstelik verkry van die Nasionale Botaniese Tuine, Kirstenbosch en die Nasionale Herbarium, Pretoria. Eksemplare van sommige van die soorte is gekweek van saad wat verkry is van die Nasionale Botaniese Tuine, Kirstenbosch. Herbariummonsters van hierdie soorte word bewaar in die herbarium van die departement Plantkunde aan die Universiteitskollege Wes-Kaapland. Materiaal verkry van die Nasionale Botaniese Tuine, Kirstenbosch is ook as herbariummonsters daar geliasseer.

FAA (Johansen, 1940) is deurgaans gebruik as fikseermiddel en het bevredigende resultate gelewer. Die materiaal is ná fiksering deeglik uitgewas in lopende kraanwater vir ongeveer twee uur. Vir die dehidrasie is die materiaal

agtereenvolgens vir drie tot vier uur in elk van die volgende etielalkohol-oplossings geplaas: 15%, 30%, 50%, 70% + erythrosien, 80%, 90% en 100%. Erythrosien kleur die materiaal sodat dit beter georiënteer kan word gedurende inbedding en mikrotomering. Dit is veral noodsaaklik by dié wortelpunte waarvan mediane lengtesneë gesny moet word.

Ná dehidrasie is die materiaal geplaas in 100% etielalkohol-xilol (1:1) vir ongeveer ses uur en daarna in suiwer xilol vir 'n verdere agt uur. Klein stukkies paraffienwas (smeltpunt 52°C) is bygevoeg totdat die oplossing versadig is. Daarop is die xilol in 'n oond (60°C) verdamp, en is die materiaal ingebed.

Lengtesneë is 10μ dik gesny en dwarssneë 16 tot 20 μ. Safranien in kombinasie met vaste groen is deurgaans as kleurmiddel gebruik en het bevredigende resultate gelewer.

Mikrofoto's is geneem met 'n Wild-plaatkamera (6·4 cm × 8·9 cm).

Die Keuse van Terme in die Huidige Ondersoek

1. Die apikale- en promeristeem

Volgens Haberlandt (1914) en Esau (1953) word die begrip, apikale meristeem, so toegepas dat dit beide die meristematiese inisiale en hulle onmiddellike derivate in die wortelpunt insluit. Dit word gedoen omdat die inisiale moeilik te onderskei is van hulle onmiddellike derivate en ook nie altyd die meeste delingsfigure vertoon nie. Die inisiale kan dus eintlik net aan hulle besondere posisie in die apikale meristeem uitgeken word.

Die apikale meristeem word in hierdie ondersoek as ooreenstemmend beskou met die promeristeem, maar sluit nie in die gedeeltelik bepaalde derivate van die promeristeem nie, nl. die drie primêre meristeme, te wete die protoderm, die grondmeristeem en die prokambium.

Die term promeristeem, soos hier gebruik, stem dus nie ooreen met die sienswyse van Clowes (1961) nie. Hy gebruik dit slegs vir die inisiale selle.

In hierdie ondersoek word deurgaans verwys na die inisiale lae wat in die apikale meristeem voorkom.

2. Protoderm, prokambium en grondmeristeem

Hierdie terme word verkies vir die meristematiese weefsels wat ontwikkel uit die apikale inisiale (vgl. Haberlandt, 1914) bo die terme van Hanstein (1868) vir die drie histogene, te wete dermatogeen, pleroom en peribleem. Lg. terme is nie gebruik nie, omdat dié drie histogene in die wortels van talryke Angiospermae nie onderskei kan word nie. Die dermatogeen en die peribleem mag

bv. soms gemeenskaplike inisiale hê. Dit is in sulke gevalle dat von Guttenberg (1960) praat van 'n sekondêre dermatogeen, m.a.w. een wat uit die buitenste peribleemlaag differensieer. Die sekondêre dermatogeen stem dus ooreen met die protoderm van die huidige ondersoek. Die term kaliptrogeen, vir die vierde histogeen (Janczewski, 1874), word wel in die huidige ondersoek gebruik.

Die terme protoderm, prokambium, grondmeristeem en kaliptrogeen dien doeltreffend vir die beskrywing van die patroon van differensiasie in wortels en korreleer met die eenvoudige en toepaslike klassifikasie van volwasse weefsels in epidermis, stele of sentrale silinder en wortelmussie.

3. **Epidermis**

Dit word verkies bo rhizodermis (von Guttenberg, 1960) omdat dit tog die buitenste laag selle van die wortel uitmaak in dié streek waar die wortelmussie nie meer aanwesig is nie.

4. **T-delings** (fig. 1)

Dit is 'n term wat geskep is deur Schüepp (1917), soos aangehaal deur Clowes (1961), in sy Körper-Kappe-teorie vir die patrone van seldelings in wortelpunte. 'n Toename in sydelingse selrye naby die wortelpunt is 'n uitstaande kenmerk van wortels. Hierdie rye straal uit vanaf 'n streek naby die inisiale en een ry selle mag verdeel in twee. Waar dit gebeur word die aansluiting veroorsaak deur 'n sel wat anti- en periklinaal verdeel. Sodanige opeenvolgende delings

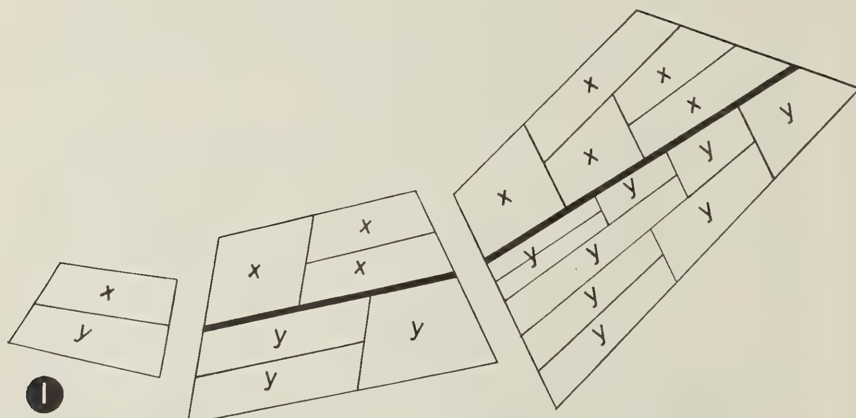


Fig. 1.
'n Skematiese voorstelling van die selverdelingsvlakke in die wortelpunt volgens Schüepp (1917), vir sy Körper-Kappe-teorie: x, Körper; y, Kappe. Let op die T-delings in die Kappe en die omgekeerde T-delings in die Körper.

is deur Schüepp T-delings genoem. Hy het ook waargeneem dat die T omgekeerd (t.o.v. die mussie) staan in die selle van die sentrale gedeelte van die wortel en regop in die selle van die buitenste gedeelte van die wortel. In die huidige ondersoek word dus soms ook verwys na omgekeerde T-delings.

5. **Trichoblast**

In sommige plante vertoon die wortelepidermis 'n morfologiese differensiasie in haarvormende selle (trichoblaste) en in selle wat nie hare vorm nie.

6. **Afkortings**

D.S. — dwarssnee
M.L.S. — mediane lengtesnee
R.L.S. — radiale lengtesnee

Ondersoek

A. *Die apikale meristeem en die histologie soos gesien in mediane lengtesneë*

Wortelpunte van elf soorte, verteenwoordigend van vier sub-families, is ondersoek en vergelyk met die oog op vasstelling van moontlike ooreenkomste en verskille in die struktuur en ontwikkeling van die apikale meristeem.

Behalwe vir die sywortelpunte by *Bulbinella robusta*, is die ondersoekte wortelpunte in die derde stadium van ontwikkeling van von Guttenberg (1960), m.a.w. hulle is wortelpunte wat reeds uit die moederweefsel uitgetree het.

Die wortelpunte van die volgende soorte is ondersoek:

SUB-FAMILIE: ASPHODELOIDEAE

TRIBUS: Asphodeleae
Bulbinella robusta Kunth
Chlorophytum capense (L.) Voss

TRIBUS: Aloineae
Kniphofia ensifolia Baker
Gasteria pillansii Kensit
Aloe arborescens Mill. en A. ciliaris Haw.

SUB-FAMILIE: ALLIOIDEAE

TRIBUS: Agapantheae
Agapanthus praecox Willd. en A. pendulus (L.Bol.) Leighton

SUB-FAMILIE: SCILLOIDEAE
Albuca aurea Jacq.
Scilla natalensis Planch.

SUB-FAMILIE: DRACAENOIDEAE

TRIBUS: Dracaeneae
Sansevieria longiflora Sims

1. **Bulbinella robusta** (fig. 2—3)

Daar is drie lae inisiale in die apikale meristeem, nl. een vir die prokambiumsilinder, een vir die grondmeristeem en protoderm en een vir die kaliptrogeen. Die selle is relatief groot met groot kerne en 'n digte protoplasma. Besonder duidelik is die omgekeerde T-delings in die grondmeristeem waardeur die skors basipetaal in dikte toeneem (fig. 3). Dit is duidelik dat die laag selle wat grens aan die buitekant van die prokambiumsilinder, m.a.w. die toekomstige endodermis, nie as 'n kambium funksioneer soos voorgestel deur Williams (1947) nie. Von Guttenberg (1960) sê ook dat die endodermis nie as 'n kambium funksioneer nie en dat die skorslae se selle radiaal voorkom as gevolg van omgekeerde T-delings vanaf die apikale meristeem. As gevolg van herhaalde transversale delings in die kaliptrogeen, ontstaan 'n kolumella in die wortelmussie. Aan die kante van die wortelmussie kom T-delings voor waardeur die mussie ook sydelings gedurig nuwe selrye vorm (fig. 3). Transversale

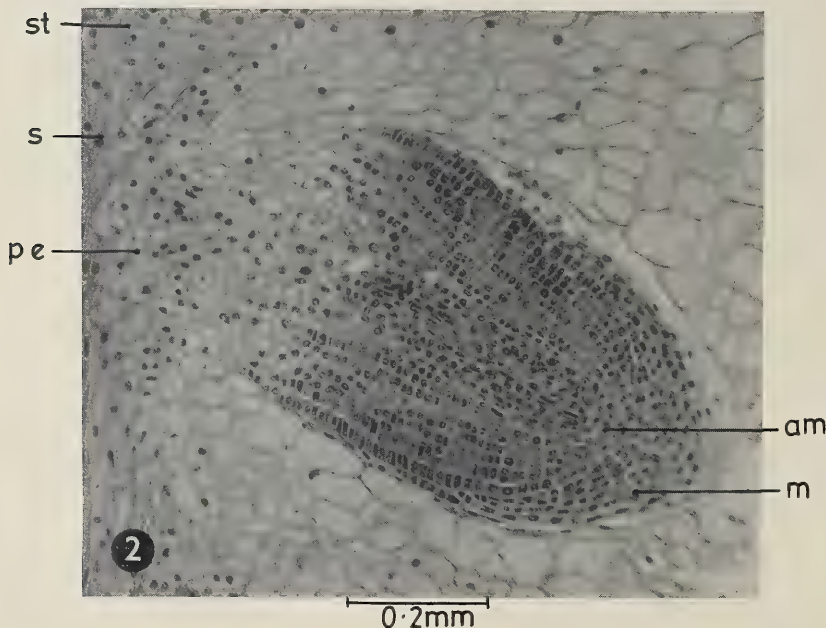


FIG. 2.
Bulbinella robusta. M.L.S. van 'n jong syworteltjie: am, apikale meristeem; m, wortelmussie; pe, perisikel waarin seldelings plaasgevind het; s, sentrale silinder van die moederwortel; st, stingelbasis.

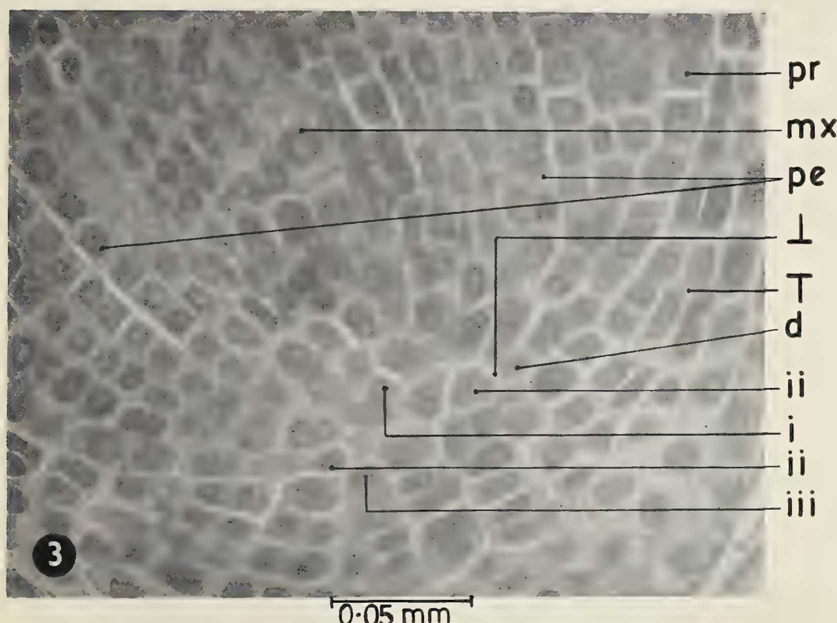


FIG. 3.
Bulbinella robusta. M.L.S. van die apikale meristeem van die jong syworteltjie in fig. 2: d, differensiasie van die protoderm uit die inisiaal by ii; i, inisiale van die prokambium; ii, inisiale van die grondmeristeem en protoderm; iii, inisiale van die wortelmussie; mx, metaxileemprimordium; pe, jong perisikel; pr, protoderm; T, t-deling; T, omgekeerde t-deling.

delings van die kaliptrogeen na die kante van die wortelmussie is duidelik sigbaar tot sowat 0·2 mm vanaf die middellyn van die apikale meristeem; m.a.w. die kaliptrogeen strek baie wyd oor die apikale meristeem. Die protoplasma in die mussieselle is reeds baie nader aan die apikale meristeem minder dig as dié van selle in die grondmeristeem en prokambiumsilinder, en vakuole begin vroeër vorm in die mussieselle. Die wortelmussie strek ver terug oor die wortelpunt.

Die differensiasie van die protoderm en grondmeristeem uit 'n gemeenskaplike inisiaal kan goed waargeneem word in figuur 3. Geen trichoblaste kon

onderskei word in die jong epidermis nie.

Meristematiese selle wat eventueel tot metaxileemvate differensieer, is naby aan die apikale meristeem sigbaar. Hierdie selle is wyd en vakuoleer op 'n vroeë stadium (fig. 3).

2. **Chlorophytum capense**

Hier kon ook dieselfde drie lae inisiale in die apikale meristeem onderskei word as by *Bulbinella robusta*.

Proksimaal van die apikale meristeem is dit die selle van die sentrale silinder wat, ongeag of hulle xileem-, murg- of parenchiemselle gaan word, eerste vakuoleer, gevolg deur die selle van die middelskors. Die epidermisselle word radiaal verleng en besit, tot op 'n laat stadium, 'n digte protoplasma. Geen trichoblaste kon onderskei word nie. 'n Duidelike eksodermislaag differensieer reeds vroeg uit die vlak grondmeristeem. 'n Radiale rangskikking van skorsselle kon nie in die lengtesneë waargeneem word nie. Die prokambiumsilinder kon duidelik onderskei word deurdat die jong perisikelselle relatief klein is, 'n digte protoplasma besit en gevolglik 'n opvallende laag vorm. In die wortelmussie kon 'n kolumella waargeneem word.

Seldelingsfigure kon waargeneem word in die middel van die apikale meristeem (vgl. Clowes, 1961—,,quiescent centre").

3. **Kniphofia ensifolia**

Drie lae inisiale kom voor in die apikale meristeem en die drie primêre weefselstreke, nl. die sentrale silinder, skors en epidermis en die wortelmussie is duidelik waarneembaar onder swak vergroting, weens verskille in die selgroottes en die kleuringsintensiteit van hul selinhoude. Die verskillende stadia waarop selle van die drie primêre weefselstreke vakuoleer ten opsigte van hul ligging teenoor die apikale meristeem, was opvallend.

As gevolg van die vroeë stadium waarop seldelings in alle vlakke in die kaliptrogeen intree, is 'n kolumella nie duidelik te onderskei in die wortelmussie nie. Die wortelmussie strek ver terug oor die wortelpunt—tot sowat 2 mm vanaf die apikale meristeem.

Die differensiasie van metaxileemprimordia naby die apikale meristeem kon waargeneem word.

4. **Gasteria pillansii** (fig. 4—6)

Die apikale meristeem besit drie lae inisiale en elke laag bestaan in die lengtesnee uit 'n transversale ry selle, min in aantal (vgl. ook *Bulbinella robusta*).

Die wortelmussie is betreklik klein en beslaan sowat twaalf sellae vanaf sy punt tot by die kaliptrogeeninisiale, en strek sowat 1 mm agtertoe oor die wortelpunt. Die selle van die wortelmussie vakuoleer naby aan die apikale meristeem.

Die protoderm differensieer vroeg tot selle met 'n digte protoplasma. Deur aanhoudende antiklinale verdelings word hierdie selle aansienlik afgeplat (fig.



FIG. 4.
Gasteria pillansii. M.L.S. van die wortelpunt: am, apikale meristeem; en, endodermis; ep, epidermis; ex, eksodermis; m, wortelmussie; f, sifvat; pe, jong perisikel; sk, jong skors.

4, 6). Dit is dus moeilik om op hierdie stadium trichoblaste, indien enige aanwesig is, uit te ken.

'n Eksodermis differensieer naby aan die apikale meristeem uit die grondmeristeem. Links in figuur 5, kan gesien word hoe die eksodermis uit die buitenste sel van 'n omgekeerde T-vormige selgroepie differensieer.

Sowat 0·05 mm vanaf die apikale meristeem is die perisikellaag reeds duidelik sigbaar (fig. 4). Dit word gevolg deur die endodermis op sowat 0·1 mm. Die perisikelselle is korter as die endodermis- en die ander skorsselle, en kan dus taamlik maklik van die endodermis onderskei word.

Die middelskorsselle vakuoleer sowat 0·4 mm vanaf die apikale meristeem, terwyl die selle van die sentrale silinder baie vroeër vakuoleer en die aantal seldelings hier opvallend minder is as in die teenoorstaande skorsgedeelte.

Metaxileemprimordia is waargeneem naby aan die apikale meristeem (fig. 5).

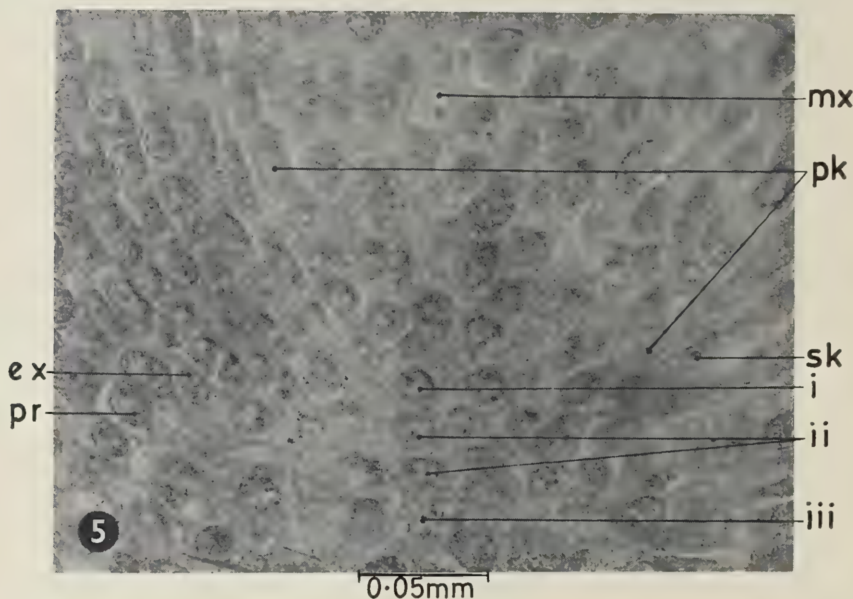


Fig. 5.
Gasteria pillansii. M.L.S. van die apikale meristeem; ex, toekomstige eksodermis; mx, toekomstige metaxileemsel: pk, prokambium; pr, protoderm; sk, toekomstige skors; i, inisiale van die prokambium; ii, dogterselle van die inisiale laag van die grondmeristeem; iii, inisiale van die wortelmussie.

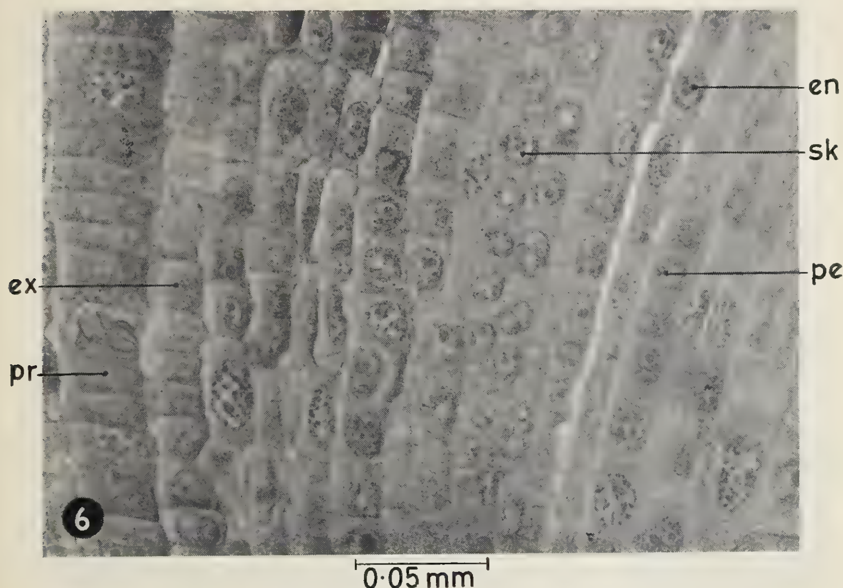


FIG. 6.

Gasteria pillansii. R.L.S. van die buitenste gedeelte van die wortel 0·3 mm vanaf die apikale meristeem: en, jong endodermis; ex, jong eksodermis; pe, jong perisikel; pr, protoderm; sk, toekomstige skors. Let op die talryke delingstadia wat nog voorkom in die protoderm en in die jong skors.

5. Aloe arborescens en A. ciliaris

Ook hier besit die apikale meristeem drie lae inisiale. Die wortelpunte is besonder breed en die selle taamlik klein by altwee soorte.

By *A. arborescens* kon die drie primêre weefselstreke, nl. die sentrale silinder, die skors en epidermis en die wortelmussie goed waargeneem word.

Die kaliptrogeen strek oor 'n wye vlak weerskante van die apikale meristeem. In die wortelmussie was die kolumella, by beide soorte, nie baie opvallend nie as gevolg van die verdeling van die kaliptrogeenselle in baie verskillende vlakke naby aan die apikale meristeem. Die wortelmussie strek ver terug oor die wortelpunt (sowat 1·5 mm).

Sowat 0·2 mm vanaf die apikale meristeem is die protoderm duidelik uitkenbaar as 'n afsonderlike laag eenderse selle en spesiale haarvormende selle kon nie onderskei word nie. Die differensiasie van 'n eksodermis, wat bestaan uit groot en klein selle, kon waargeneem word naby aan die apikale meristeem.

In die grondmeristeem is die voorkoms van omgekeerde T-delings algemeen, met die gevolg dat die skors basipetaal baie toeneem in dikte. Die skorsselle vakuoleer eers later—ná die selle van die sentrale silinder.

Die stele word op 'n vroeë stadium afgebaken deur 'n duidelike perisikellaag, waarvan die selle kleiner en die protoplasma baie digter is as die aangrensende stele-selle. Die meeste ander selle van die stele begin vakuoleer en verleng feitlik teenaan die apikale meristeem.

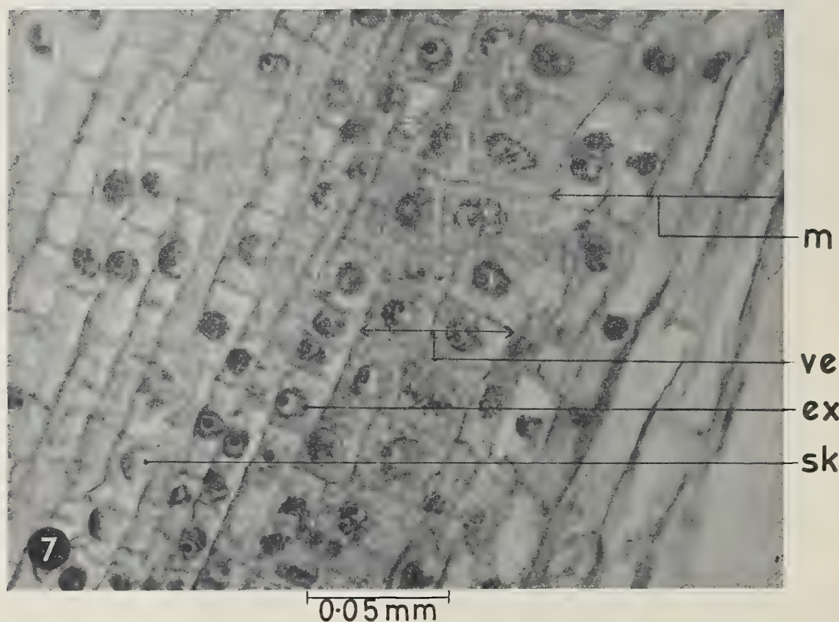


Fig. 7.

Agapanthus praecox. R.L.S. van die buitenste sellae van die wortel 0·3 mm vanaf die apikale meristeem: ex, eksodermis; m, wortelmussie; sk, toekomstige skors; ve, protoderm verdeel periklinaal om die velamen te vorm. Let daarop dat die twee sellae van die velamen reeds op hierdie jong stadium nie oral radiaal gerangskik lê nie.

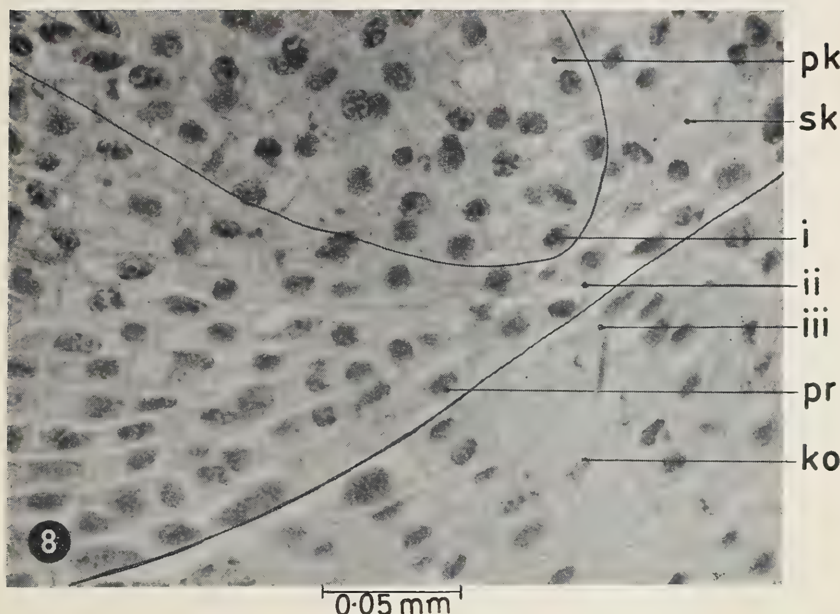


FIG. 8.
Agapanthus pendulus. M.L.S. van die apikale meristeem: ko, kolumella; pk, prokambium; pr, protoderm; sk, toekomstige skors; i, inisiale van die prokambium; ii, inisiale van die grondmeristeem en protoderm; iii, inisiale van die wortelmussie.

6. **Agapanthus praecox** (fig. 7) en **A. pendulus** (fig. 8)

Soos by *Aloe arborescens* en *A. ciliaris* is die wortelpunte van die ondersoekte *Agapanthus*-soorte relatief breed en die selle klein.

Die apikale meristeem bestaan uit drie lae inisiale. Die groep wat oorsprong gee aan die prokambiumsilinder is nie so duidelik te onderskei as dié vir die grondmeristeem en protoderm en dié vir die kaliptrogeen nie.

A.g.v. transversale verdelings in die kaliptrogeen, direk teenaan die apikale meristeem, word 'n prominente kolumella gevorm, veral by *A. pendulus* (fig. 8). Die kaliptrogeen vertoon sodanige verdelings oor 'n wye vlak. Dit verklaar die sydelings uitstralende selrye aan die kante van die wortelmussie. Lg. is baie groot en strek ver terug oor die wortelpunt.

Die protodermselle by *A. praecox* begin sowat 0·3 mm vanaf die apikale meristeem periklinaal te verdeel, ten einde 'n velamen van drie tot vyf lae te vorm (fig. 7). Die radiale rangskikking van die velamenselle word versteur deurdat die selle in sy buitenste laag méér vergroot en ook antiklinaal verdeel (fig. 7). Direk aan die binnekant van die velamen differensieer die eksodermis as die buitenste laag selle van die skors. By *A. pendulus* (fig. 8) kan die skors en die protoderm duidelik tot dieselfde sellaag in die apikale meristeem teruggevoer word.

Dit is opvallend hoe gou meeste derivate van die apikale meristeem, hetsy wortelmussie, grondmeristeem of sentrale silinder, vakuoleer. Geen radiale rangskikking van die skorsselle kon in die lengtesneë waargeneem word nie.

7. **Albuca aurea**

Die apikale meristeem bestaan ook uit drie lae inisiale.

In die wortelmussie kon die kolumella duidelik waargeneem word.

In hierdie wortelpunt was die inisiale laag vir die grondmeristeem opvallend. Die skors en die protoderm kon duidelik tot hierdie een sellaag teruggevolg word. Die protodermselle is afgeplat en byna palissadevormig. Omgekeerde T-delings kon waargeneem word in die grondmeristeem naby aan die apikale meristeem.

Die differensiasie van metaxileemprimordia, naby aan die apikale meristeem, is waargeneem. Dit is die selle wat eerste vakuoleer.

8. **Scilla natalensis** (fig. 9)

Drie lae inisiale word onderskei in die apikale meristeem, nl. een vir die prokambiumsilinder, een vir die grondmeristeem en die protoderm en een vir die kaliptrogeen.

'n Kolumella kon nie duidelik in die wortelmussie onderskei word nie. Alhoewel die wortelmussie relatief klein is, strek dit sowat 1·4 mm terug oor die wortelpunt.

Die protoderm en die toekomstige perisikel kon naby aan die apikale meristeem onderskei word.

'n Duidelike eksodermislaag, bestaande uit afwisselende groot selle en kleiner deurlaatselle, differensieer sowat 0·6 mm vanaf die apikale meristeem (fig. 9). Dit is die middelskorsselle wat eerste vakuoleer en parenchimaties vertoon.

Sentraal, in die prokambiumsilinder, vergroot sommige selle aansienlik alhoewel delings nog daar mag voorkom. Die vergrotende selle is waarskynlik toekomstige metaxileemelemente.

In teenstelling met die *Agapanthus*-soorte, vakuoleer die selle van die skors en die sentrale silinder eers baie later. In *S. natalensis* is dit opvallend dat hierdie

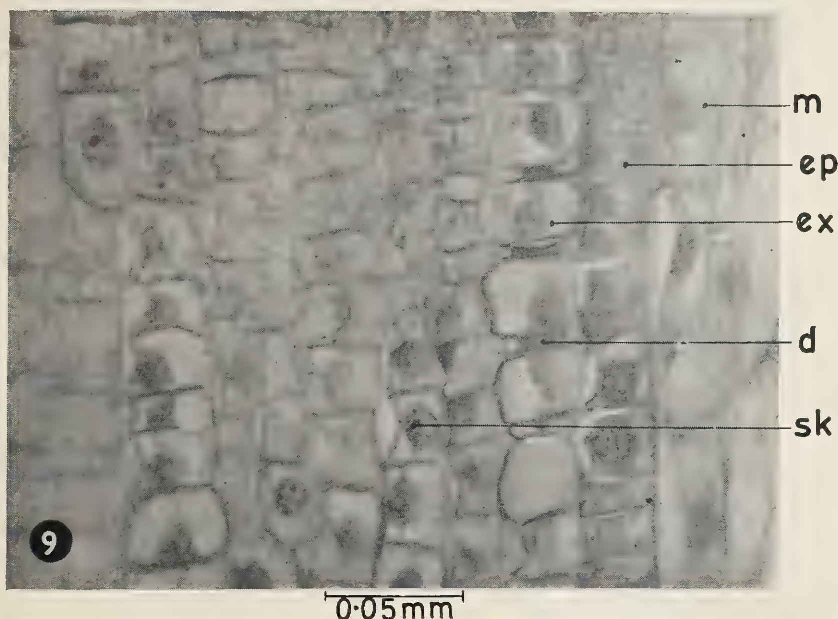


FIG. 9.
Scilla natalensis. R.L.S. van die buitenste gedeelte van die wortel 0·6 mm vanaf die apikale meristeem: d, klein deurlaatsel in die eksodermis; ep, epidermis; ex, eksodermis; m, wortelmussie; sk, jong skors.

selle eers op 'n gevorderde stadium van ontwikkeling in lengte toeneem.

9. **Sansevieria longiflora**

Ook in hierdie species word drie lae inisiale in die apikale meristeem onderskei.

Die wortelmussie besit nie 'n opvallende kolumella nie. Transversale delings in die kaliptrogeen vind egter oor 'n wye vlak plaas. Die selle aan die kante van die mussie is baie groter en die wande effens verkurk.

Die protoderm vorm 'n onderskeidende laag naby aan die apikale meristeem en vertoon 'n besondere meristematiese aktiwiteit, veral in plekke waar die mussie beskadig is. Die selle vergroot aansienlik en is palissadevormig, soos by

Gasteria pillansii (fig. 6).

Die eksodermis is reeds vroeg te onderskei en die kleinere deurlaatselle is opvallend. In die skorsgedeelte is dit die middelskorsselle wat eerste vakuoleer.

Die perisikel word uitgeken aan die selle wat kleiner is, 'n digter protoplasma besit en gevolglik dieper kleur as die aangrensende stele-selle.

Die ontstaan van vakuole en die gelyktydige verlenging van die selle om toekomstige xileemelemente in die sentrale silinder te vorm, begin naby aan die apikale meristeem.

Samevatting en Bespreking

Net een strukturele patroon vir die rangskikking van die inisiale in die apikale meristeem is in die huidige ondersoek vasgestel, nl. drie lae inisiale—een laag vir die prokambium, een laag vir die grondmeristeem en protoderm en een laag vir die wortelmussie. Al die wortelpunte het dus 'n afsonderlike kaliptrogeen.

Oor die algemeen kon die afsonderlike inisiale lae in die apikale meristeem van breë wortelpunte (bv. *Aloe arborescens* en *A. ciliaris*), nie so duidelik onderskei word soos in die dunner wortelpunte van die ondersoekte soorte nie. Die selle in die apikale meristeem van 'n breë wortelpunt is ook relatief kleiner as in ander wortelpunte.

Soms is dit waargeneem dat 'n groepie selle, sentraalgeleë in die apikale meristeem, nie so baie seldelingsfigure as die omliggende selle vertoon nie. Of hierdie groepie selle ooreenstem met Clowes (1961) se „quiescent centre" of met von Guttenberg (1960) se sentrale selle, is nie duidelik nie.

Die vlakke, waarop die primêre weefsels differensieer, hang af van die grootte van die wortelpunte en die tempo waarteen hulle groei. Wye wortels het gewoonlik 'n langer apikale meristeem as dun wortels (vgl. Clowes, 1961, p. 172).

Wortelmussie:

Die selwande tussen die kaliptrogeeninisiale en die apikale meristeem is slymerig en vorm gevolglik 'n taamlik duidelike skeidingslaag. In baie gevalle verdeel die sentrale kaliptrogeenselle herhaaldelik transversaal sodat 'n duidelike kolumella gevorm word. By sommige soorte strek die kaliptrogeen wyd oor die apikale meristeem en dit verklaar die sydelings uitstralende selrye aan die kante van die wortelmussie. Lg. strek in meeste gevalle ver terug oor die wortelpunt. Die selle van die wortelmussie vakuoleer naby aan die apikale meristeem en is parenchimaties.

Protoderm:

Die protoderm differensieer as 'n duidelike laag naby aan die apikale meristeem. Die protoderm en die grondmeristeem het gemeenskaplike inisiale. Die jong epidermisselle wat hoër op uit die protoderm differensieer is groot, vereers

radiaal verleng en palissadevormig en besit 'n digte protoplasma. Geen trichoblaste kon waargeneem word nie. Die velamen, waar aanwesig, ontwikkel deur periklinale verdelings van die protodermselle naby aan die apikale meristeem. Die protoderm kan as die epidermis beskou word op dié stadium waar die selle verleng het en daar duidelike vakuolering intree.

Grondmeristeem:

Die eksodermis, as buitelaag van die skors, differensieer later as die protoderm en in vier van die species is die ontwikkeling van kleiner deurlaatselle waargeneem (vgl. *Scilla natalensis*, fig. 9). By twee van die species is die eksodermis meer as een sellaag breed.

Die skors neem basipetaal toe in breedte as gevolg van verspreide omgekeerde T-delings en nie deur periklinale verdelings van die toekomstige endodermisselle nie. Die selle van die middelskors vakuoleer eerste en hulle is die selle wat gouste ophou om te verdeel en later van die grootste selle in die wortel vorm. Vakuolering versprei geleidelik vanaf die middelskors na buite in die rigting van die epidermis en na binne in die rigting van die stele. In lengtesneë is dit soms moeilik om die jong endodermis as 'n opvallende sellaag uit te ken, omdat die kenmerkende wandmodifikasies eers op 'n later stadium verskyn (sowat 3 mm vanaf die apikale meristeem).

Prokambiumsilinder:

Die grens van die jong stele word in meeste lengtesneë naby aan die apikale meristeem uitgeken aan die longitudinale laag prokambiumselle (die toekomstige perisikellaag). Hierdie selle is meestal klein, besit 'n digte selinhoud en verdeel slegs transversaal. Proksimaal van die apikale meristeem is dit die selle van die middelste gedeelte van die stele wat eerste vakuoleer en in baie gevalle differensieer as metaxileemprimordia. Hierdie toekomstige xileemvate is breed en opvallend gevakuoleer. Differensiasie van die floëem- en die protoxileemelemente naby aan die apikale meristeem kon nie waargeneem word nie.

'n Vergelyking van die huidige bevindings in verband met die organisasie van die apikale meristeem met dié van Schüepp, von Guttenberg en Clowes

Dit is bekend dat die inisiale in die apikale meristeem van wortelpunte van die Angiospermae in een of meer opeenvolgende horisontale lae kan voorkom. Hierdie wortelpunte kan dus ingedeel word in sg. tipes op grond van die verhouding tussen die bou van die inisiale streek en die ontwikkeling van die primêre weefselstreke.

Schüepp (1926, p. 72—74) groepeer, na aanleiding van alle beskikbare resultate tot op daardie stadium, die wortelpunte van die Liliaceae in drie tipes

(fig. 10), wat hy soos volg aandui:

III Ca: Drie lae inisiale, nl. een elk vir die pleroom, die peribleem en die dermatogeen. Die mussie neem sy oorsprong uit die dermatogeen.

III Ea: Twee lae inisiale, nl. een vir die pleroom en een vir die peribleem, dermatogeen en mussie saam.

III Eb: Drie lae inisiale, nl. een vir die pleroom, een vir die peribleem en dermatogeen en een vir die mussie.

Die resultate van die huidige ondersoek stem slegs met een van sy tipes ooreen, nl. met III Eb.

Von Guttenberg (1960) verwys na die organisasie van die apikale meristeem in die wortels van *Allium giganteum*, *Anthericum ramosum* en *Galtonia candicans*. Hy groepeer hierdie wortelpunte onder sy sg. oop tipe. Hy sê verder dat die promeristeem eintlik uit 'n sentrale sel of selpaar bestaan. Hierdie sel(le) gee oorsprong aan die verbindingselle wat later weer oorsprong gee aan die drie

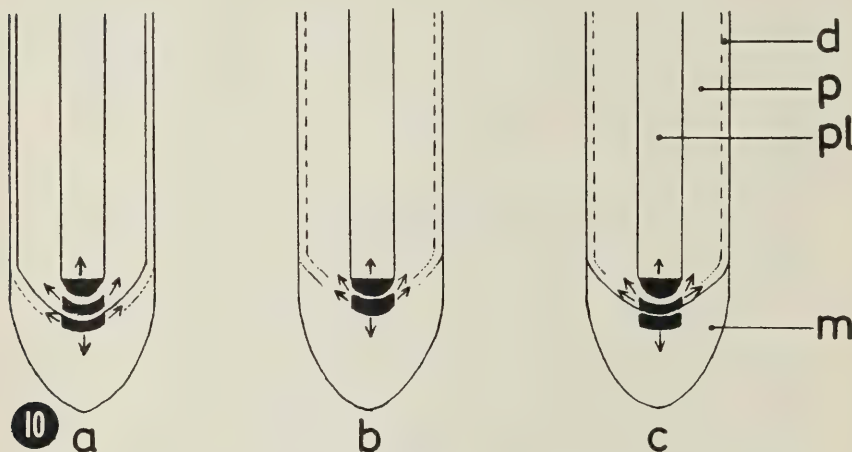


Fig. 10.
'n Skematiese voorstelling van Schüepp (1926) se drie strukturele patrone vir die apikale meristeem in die wortels van die Liliaceae:

a. III Ca: Drie groepe inisiale—een vir die pleroom, een vir die peribleem en een vir die dermatogeen. Die mussie neem sy oorsprong uit die dermatogeen.

b. III Ea: Twee groepe inisiale—een vir die pleroom en een vir die peribleem, dermatogeen en mussie saam.

c. III Eb: Drie groepe inisiale—een vir die pleroom, een vir die peribleem en dermatogeen en een vir die mussie.

d, dermatogeen; m, mussie; p, peribleem; pl, pleroom.

histogene. Die sentrale selle is geleë tussen die pleroom en die mussie. Hy beskryf drie stadia van ontwikkeling by kiem-, sy- en bywortels, nl.

i. Die volwasse embrio besit 'n geslote wortelaanleg en al die histogene lê teenmekaar—duidelik afgebaken en selfstandig. Dit is ook die geval by die ontwikkeling van die sy- en bywortels in die moederorgaan, m.a.w. voor hul uittreding.

ii. Drie apikale inisiaalsentra ontwikkel wat vir die verdere ontwikkeling van die pleroom, peribleem en dermatogeen verantwoordelik is. Hierdie stadium word ook bereik voor uittreding.

iii. Gedurende die derde stadium ontwikkel die apikale meristeem verder, m.a.w. nou begin die eintlike lengteontwikkeling van die wortel. Dit geskied ná uittreding. Dit is ook die stadium waarop wortels kan oorgaan van die geslote na die oop tipe, bv. by *Allium giganteum* (von Guttenberg, 1960, p. 67). In die huidige ondersoek is egter vasgestel dat al die ondersoekte soorte tot sy geslote tipe behoort.

'n Kort verduideliking van die Oop- en Geslote tipes van wortelpunte by Monokotiele (von Guttenberg, 1960, p. 100—101)

Die Oop tipe:

Aan die einde van stadium (ii), soos hierbo beskryf, begin die selle van die verbindingsweefsel („Periblemabschlusz") ook periklinaal te verdeel, met die gevolg dat van die derivate die mussie binnedring. Sodoende ontstaan 'n oop verbinding tussen die mussie en die peribleem. Van hierdie derivate kan selfs die pleroom binnedring.

Die Geslote tipe:

Hier bly al die histogene teenmekaar, duidelik afgebaken en selfstandig, selfs ná uittreding, m.a.w. soos in sy stadium (ii) hierbo.

Von Guttenberg (1960) stel dit ook dat die wortels van die Liliaceae 'n afsonderlike kaliptrogeen besit.

Die resultate in die huidige ondersoek werp geen verdere lig op Clowes (1961) se idee i.v.m. die „quiescent centre" nie. Geen proewe is uitgevoer i.v.m. die sintese van RNS (ribonukleïensuur) en DNS (desoksiribonukleïensuur) nie.

Dit wil voorkom of daar op die oomblik nog geen duidelikheid bestaan oor die „quiescent centre" van Clowes (1961) en die sentrale selle van von Guttenberg (1960) nie. Clowes stem nie saam met von Guttenberg nie, en omgekeerd. Hulle idees is nie ondersoek in die huidige studie nie. Daar is deurgaans net verwys na die lae van inisiale in die apikale meristeem.

B. *Histogenese soos gesien in dwarssneë* (fig. 11—13).

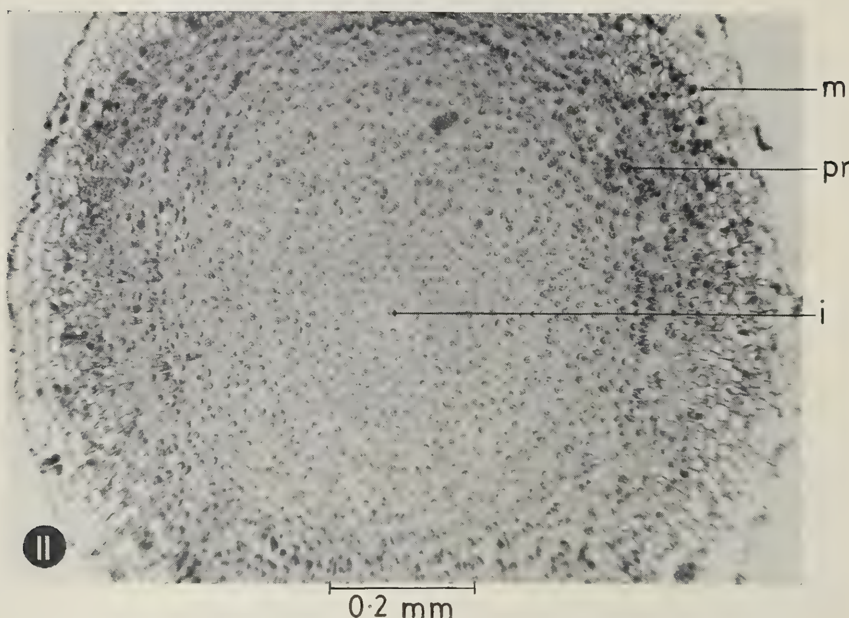


Fig. 11.
Kniphofia ensifolia. D.S. van die wortelpunt bokant die vlak van die inisiale streek: i, derivate van die inisiale streek; m, wortelmussie; pr, protoderm.

In dwarssneë is die basiese patroon van die differensiasie en verdere ontwikkeling van die primêre weefsels min of meer eenders by die ondersoekte soorte.

Daar word gevolglik in hierdie ondersoek net verwys na *Kniphofia ensifolia*, *Sansevieria longiflora* en *Scilla natalensis*.

Ondersoek en Bespreking

In die dwarssnee (fig. 11), gesny net bokant die vlak van die inisiale streek, is die enigste selle wat klaar gevakuoleer het dié van die buitenste paar lae van die wortelmussie. Die ander selle, nl. dié van die binneste paar lae van die wortelmussie, die protoderm en die grondweefsel, besit nog 'n digte protoplasma. 'n Groepie selle in die middel van die snee is ligter gekleur omdat hulle protoplasma minder dig is. Hierdie selle is waarskynlik onmiddellike derivate van die prokambiuminisiale.

Die protoderm kan reeds plek-plek onderskei word as 'n afsonderlike sellaag. Die selle besit 'n digte protoplasma en is taamlik donker gekleur.

Sowat 0·1—0·2 mm bokant die apikale meristeem begin die epidermis te differensieer uit die protoderm. Die selle is effens gevakuoleer, taamlik groot en radiaal afgeplat as gevolg van antiklinale verdelings. In sommige gevalle is die selwande tussen die protoderm en die wortelmussie slymerig en kan die twee streke taamlik maklik onderskei word.

Trichoblaste kon nêrens waargeneem word as selle wat struktureel, of op een of ander manier, verskil van die ander selle van hierdie laag nie. Wortelhare ontwikkel eers sowat 1·3—1·4 mm bokant die apikale meristeem waar die

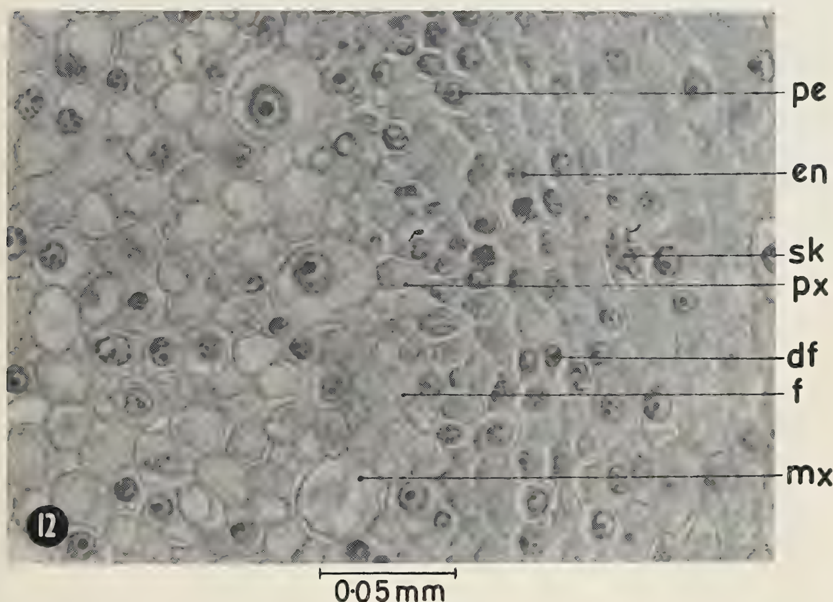


Fig. 12.

Kniphofia ensifolia. D.S. van 'n gedeelte van die sentrale silinder en die binneskors: df, periklinale verdeling van 'n jong ongedifferensieërde endodermissel; en, endodermis; f, toekomstige sifvat; mx, metaxileemprimordium; pe, perisikel; px, protoxileemprimordium; sk, jong skorssel met 'n delingsfiguur.

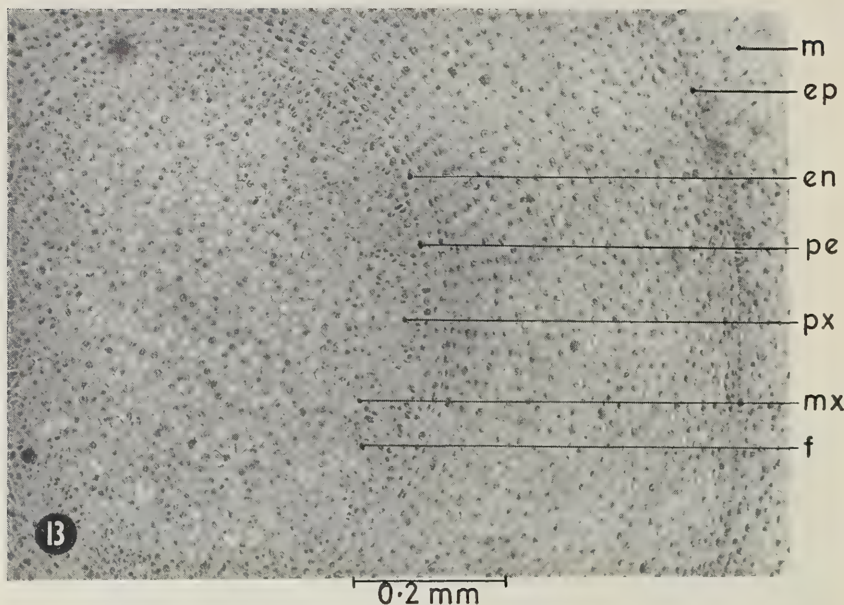


FIG. 13.

Sansevieria longiflora. D.S. van die wortelpunt sowat 0·1 mm bokant die apikale meristeem; en, endodermis; ep, epidermis; f, floëem; m, wortelmussie; mx, metaxileemprimordium; pe, perisikel; px, protoxileemprimordium. Let op die radiale rangskikking van die selle van die binneskors.

wortelmussie afwesig is. Geen vaste patroon vir die ontwikkeling van die wortelhare is waargeneem nie.

Deur verspreide periklinale verdelings (ook genoem omgekeerde T-delings) van die selle in die grondmeristeem, neem die skors basipetaal toe in dikte. Naby die stele is die selle kleiner, besit 'n digter protoplasma en is min of meer radiaal gerangskik (fig. 13). Die radiale rangskikking kon ook soms waargeneem word in die buiteskors. Dit wou voorkom of die differensiasie van die skors sentripetaal is vanaf die middelskors na die stele en sentrifugaal na die epidermis. Die middelskorsselle is groter as die ander skorsselle, vakuoleer gouer en intersellulêre ruimtes kom vroeër voor. Aan die buitekant differensieer 'n eksodermis as deel van die skors. Kleiner deurlaatselle in die eksodermis kon nie waargeneem word nie. Dit kon wel waargeneem word in 'n lengtesnee by

Scilla natalensis (fig. 9), waar die deurlaatselle as plat selletjies onderskei kon word tussen die ander eksodermisselle; m.a.w. die deurlaatselle ondergaan nie soveel lengtestrekking as die ander eksodermisselle nie, maar almal het dieselfde breedte.

Die endodermis word aanvanklik net uitgeken as die laag selle van die skors wat grens teenaan die stele. Hulle verskil ook van die perisikelselle deurdat hulle in dwarssnee meer baksteenvormig is as die meer onreëlmatige perisikelselle. By *Kniphofia ensifolia* (fig. 12) verdeel 'n jong nog ongedifferensieerde endodermissel periklinaal om 'n sel tot die skorsparenchiem by te voeg.

Die perisikel, as afsonderlike sellaag, word reeds duidelik sowat 0·02—0·05 mm vanaf die apikale meristeem (fig. 12). Vakuole is afwesig of baie klein en die selinhoud is donker gekleur. Net bokant die apikale meristeem (fig. 11) is dit die selle van die sentrale gedeelte van die stele wat eerste vakuoleer. Vakuolering sprei hierna sentrifugaal uit na die protoxileempole. Gevolglik word stroke selle, sonder vakuole, tussen die arms van die xileemgroepe gelaat. Dit is die toekomstige floëemgroepe waarin selverdeling langer aanhou as in die murg- en xileemdele.

Die protofloëem differensieer in die buitewyke van die stele, binne en teenaan die perisikellaag (fig. 12). Die eerste sifvat word begrens deur klein selletjies en lyk soms soos 'n harskanaal. Sommige van die klein selletjies is waarskynlik begeleidende selle en die ander is floëemparenchiem.

By die xileem is dit die toekomstige metaxileemvate wat vroeg reeds begin differensieer deur verbreding, terwyl die kern en die sitoplasma vereers nog aanwesig bly (vgl. Esau, 1953, p. 490). Die metaxileemvate verbreed aansienlik en begin terselfdertyd vakuoleer. Aan die buitekant van die metaxileemvate begin die protoxileemelemente eers later te verbreed en te vakuoleer, maar soos duidelik blyk uit sneë van byna volwasse wortels, is hulle voor die metaxileemvate klaar gedifferensieer.

Die toekomstige xileem- en floëemelemente lê gebed in grondweefsel waarvan die sentrale gedeelte differensieer as toekomstige murg.

Opsomming

1. Die inisiale in die apikale meristeem kom in drie lae voor—een laag vir die prokambium, een laag vir die grondmeristeem en die protoderm en een laag vir die wortelmussie.
2. Wortelpunte van die huidig ondersoekte soorte behoort tot die sg. geslote tipe van von Guttenberg (1960).

3. Die velamen by *Bulbinella robusta*, *Agapanthus praecox* en *A. pendulus*, ontwikkel deur periklinale verdelings van die protodermselle naby aan die apikale meristeem.
4. Die eksodermis is ontogeneties verwant aan die skors.
5. Primordia van die grootste metaxileemelemente word uitgeken tussen die jongste derivate van die prokambiuminisiale.
6. Geen trichoblaste kon waargeneem word nie.

Literatuurverwysings

Clowes, F. A. L. 1961: Apical meristems. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
Esau, K. 1953: Plant anatomy. New York, John Wiley & Sons.
Haberlandt, G. 1914: Physiological plant anatomy. Engl. transl. London, Macmillan.
Hanstein, J. 1868: Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Festschr. Niederhein. Ges. Natur- u.Heilk. **1868:** 109—134.
Heydel, H. R. & Von Guttenberg, H. 1957: Studien über die Entwicklung von Primär-, Seiten- und sproszbürtigen Wurzeln bei einigen Liliaceen. Bot. Stud., Heft 7.
Janczewski, E. von 1874: Das Spitzenwachstum der Phanerogamenwurzeln. Bot. Ztg. **32:** 113—127.
Johansen, D. A. 1940: Plant microtechnique. New York, McGraw-Hill.
Krause, K. 1930: Liliaceae. In: A. Engler & K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2 Aufl., Bd. **15**a: 227—386.
Mann, L. K. 1952: Anatomy of the garlic bulb and factors affecting bulb development. Hilgardia **21:** 195—251.
Metcalfe, C. R. & Chalk, L. 1950: Anatomy of the dicotyledons. Oxford, Clarendon Press.
Mullendore, N. 1935: Anatomy of the seedling of *Asparagus officinalis*. Bot. Gaz. **97:** 356—375.
Schüepp, O. 1926: Meristeme. Handb. Pflanat. Bd. 4, Teil 2, Lief. 16.
Treub, M. 1875: Le méristème primitif de la racine dans les monocotylédones. Musée Botan. Leide. Vol. II.
Von Guttenberg, H. 1960: Grundzüge der Histogenese höherer Pflanzen. I. Die Angiospermen. Handb. Pflanat. Bd. 8, Teil 3.
Williams, B. C. 1947: The structure of the meristematic root tip and origin of the primary tissues in the roots of vascular plants. Am. J. Bot. **34:** 455—461.